Über die Compositen der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen

von

Dr. Richard von Wettstein.

Beobachtungen über zwei Arten von Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen, die in keinem directen Zusammenhange mit Befruchtungsvorgängen stehen, finden wir schon in den Werken älterer Botaniker. Einerseits berichteten nämlich Reisende vielfach[1], dass in den Stämmen gewisser Pflanzen der Tropen, wie *Cecropia palmata*, *Acacia-*, *Myrmecodia-* und *Hydrophytum*-Arten sich stets Ameisen angesiedelt finden, andererseits liegt die von Praktikern mehrmals bestätigte Angabe vor[2], dass in unseren Breiten Bäume, die von Ameisen aus irgend einem Grunde besucht werden, dem Raupenfrasse weitaus weniger ausgesetzt sind, als andere, von Ameisen nicht aufgesuchte.

Delpino[3] und wenig später Belt[4] waren die ersten, welche die ersterwähnte dieser Erscheinungen als eine nicht zufällige erkannten, sondern die Ansicht aussprachen, dass zwischen den Ameisen und ihren Wirthspflanzen ein gegen-

---

[1] Vrgl. Rajus, Hist. plant., III., p. 1373. (1688). Rumphius, Herb. Amboin., II., p. 257, Tab. 85, VI. p. 95, Tab. 42, p. 119, Tab. 55. (1741 bis 1756). Hernandez, Nov. plant. Mexic. hist., p. 86 (1651). Jacquin, Select. stirp. Americ. hist., p. 266 (1763) u. a.

[2] Vrgl. Ratzeburg, Forstinsecten, III., S. 42 (1844). Die Waldverderbniss I., S. 143, II., S. 429 (1866). Lundström, Pflanzenbiologische Studien, II., S. 82 (1887). Willkomm u. a.

[3] Delpino in Atti della soc. ital. d. scienze nat. Milano XVI., p. 234 (1874) et in Bol. del soc. entom. de Firenze, VI. (1874).

[4] Naturalist in Nicaragua, p. 218. (1874).

seitiges Schutzverhältniss bestehe, indem die Pflanzen den Ameisen Wohnung, die Ameisen den Pflanzen Schutz vor schädigenden Thieren gewähren. Durch diese Entdeckung hervorgerufen, mehrten sich bald die Kenntnisse[1] über „myrmecophile" Pflanzen, wie Delpino dieselben nannte, und in einer 1886 publicirten Zusammenstellung konnten bereits 80 Arten namhaft gemacht werden.[2]

Eine bedeutende Erweiterung erfuhr der Begriff der myrmecophilen Pflanzen, als Delpino[3] in einer zweiten umfangreichen Arbeit die Ansicht aussprach, dass alle sogenannten „extrafloralen" Nectarien, die er „extranuptial" nannte,[4] den Zweck haben, Ameisen anzulocken, die ihrerseits die betreffenden, die Nectarien tragenden Pflanzentheile vor dem Angriffe anderer Thiere zu schützen haben. Auf diese Weise erklärte Delpino den oben erwähnten und sichergestellten Schutz von Bäumen durch an ihnen vorkommende Ameisen. Die Function der extrafloralen Nectarien übernehmen bei manchen Pflanzen andere Organe, die Nahrungstoffe den Ameisen bieten.

Die Aufgabe der Ameisen ist in allen Fällen die Abwehr schädigender Thiere. Die Pflanze kann nach Delpino in dreifacher Weise die Ameisen zu diesem Zwecke anlocken:

1. Durch Darbietung zuckerhältiger Flüssigkeiten (extrafloral, extranuptiale Nectarien).

---

[1] Bezüglich der Litteratur über myrmecophile Pflanzen vrgl. Huth, Myrmecophile und myrmecophobe Pflanzen, in Sammlg. naturw. Vorträge, VII., S. 25 (1887) und Schimper, Die Wechselbeziehungen zw. Ameisen und Pflanzen im trop. Amerika, S. 1 (1888).

[2] Huth, Ameisen als Pflanzenschutz, in Sammlg. naturw. Vorträge, III. (1886).

[3] Delpino, Funzione mirmecofila nel regno vegetale, Pars I. in Mem. acad. Bologna IV., 7., p. 215 ss. (1886). Pars II. l. c. IV. 8, p. 603 ss. (1888).

[4] Mit Rücksicht auf das häufige Vorkommen der sogenannten extrafloralen Nectarien in der Nähe von Blüten oder an Blütentheilen schlägt Delpino an Stelle der Bezeichnungen „floral" und „extrafloral", „nuptial" und „extranuptial" vor. Kny (Gartenflora 1887, Heft 13) beantragt die Einführung der Namen „sexuel" und „asexuel". Wenn ich trotzdem im Folgenden die Bezeichnungen „floral" und „extrafloral" gebrauche, so geschieht es mit Rücksicht darauf, dass dieselben sich schon eingebürgert haben und dass die anderen in Vorschlag gebrachten durchaus nicht einwandfrei sind.

2. Durch Erzeugung eigenthümlicher, den Ameisen zur Nahrung dienender, sonst nutzloser Organe (Müller'sche Belt'sche Körper).

3. Durch Darbietung von Hohlräumen zu Wohnungen.

So viel Wahrscheinlichkeit die Ansichten Delpino's besitzen, so muss doch hervorgehoben werden, dass er selbst nur in wenigen Fällen Beweise für die Richtigkeit derselben erbrachte. Schimper[1] war der erste, der durch präcise Fragestellung und Beobachtungen den Beweis erbrachte, dass die sub 3 genannten Einrichtungen in vielen Fällen thatsächlich auf einer gegenseitigen Anpassung von Pflanzen und Thieren beruhen, und wir können nach seinen Untersuchungen *Cecropia adenopus, C. peltata, Acacia sphaerocephala, Clerodendron fistulosum* u. a. bestimmt als sogenannte myrmecophile Pflanzen betrachten.

Ebenso hat Schimper für *Cecropia*-Arten und *Acacia sphaerocephala* den Beweis erbracht, dass die von diesen Pflanzen auf den Blättern erzeugten Organe, die Müller'schen, respective Belt'schen Körper, keine andere Function haben können als die Anlockung von Ameisen und dass diese den Pflanzen zum Schutze gereichen.

Viel weniger geklärt ist die Frage nach der Aufgabe der extrafloralen Nectarien. Für eine Reihe von Pflanzen hat es Schimper wahrscheinlich gemacht, dass diese honigabsondernden Organe für Ameisen berechnete Lockmittel darstellen; ebenso hat er in mehreren Fällen die Wirksamkeit des Ameisenschutzes nachgewiesen.

Immerhin ist aber für die Mehrzahl der extrafloralen Nectarien die Function noch festzustellen. Ich möchte überhaupt, im Gegensatze zu Schimper u. a. glauben, dass, wenn auch Delpino's Ansicht in vielen Fällen sich bestätigen dürfte[2], dennoch nicht alle extrafloralen Nectarien demselben Zwecke

---

[1] Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im trop. Amerika (1888).

[2] Allerdings glaube ich, dass Delpino in vielen Fällen speculativ viel zu weit geht. Vrgl. z. B. l. c. 2. Theil, Seite 52, über die Bedeutung der Zuckerabscheidung der Spermogonien.

dienen; es ist ja von Kerner[1] nachgewiesen worden, dass in manchen Fällen (z. B. bei *Impatiens tricornis* u. a.)[2] diese Organe die Aufgabe haben, aufkriechende Thiere von dem Raube des Nectars in den Blüten abzuhalten; Kerner[3] hat ferner gezeigt, dass in anderen Fällen (z. B. *Populus Tremula* u. a.) extraflorale Nectarien der Wasseraufnahme dienen; nach Darwin[4] und Belt[5] vermitteln sie in wieder anderen Fällen die Befruchtung; ja sogar mit der Verbreitung der Samen sollen sie nach Lundström[6] bei *Melampyrum* im Zusammenhange stehen. Es wiederholt sich bei den extrafloralen Nectarien dieselbe Erscheinung, die wir ja so häufig im Pflanzenreiche finden; gleiche oder uns wenigstens gleich erscheinende Organe können an verschiedenen Pflanzen oder an derselben Pflanze zu verschiedenen Zeiten ganz verschiedene Aufgaben und Zwecke haben.[7] Auch Huth[8] hat auf die wahrscheinliche Verschiedenheit der Function der extrafloralen Nectarien hingewiesen.

Die grosse Häufigkeit des Vorkommens extrafloraler Nectarien geht aus den schon mehrfach citirten Abhandlungen Kerner's, Delpino's Huth's, Schimper's u. a. hervor; wichtige Beiträge haben zur Constatirung derselben Morini[9] Bonnier[10], Rathay[11] u. a. geliefert. Wir finden extraflorale

---

[1] Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste in Festschr. d. zool. bot. Gesellschaft S. A. S. 62 (1876).

[2] Es erscheint mir ganz zweifellos, dass bei *Impatiens* die extra floralen Nectarien den von Kerner angegebenen Zweck erfüllen; dafür spricht vor allem der Umstand, dass die Nectarabsonderung erst zur Zeit der Blütenentfaltung beginnt. Die Erklärung Delpino's würde gerade eine vermehrte Absonderung vor diesem Zeitpunkte erfordern.

[3] Das Pflanzenleben I. S. 317 (1887).

[4] Darwin Ch., Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung. Übers. v. Carus. S. 390.

[5] Nach Rathay in Sitzber. Wiener Akad. LXXXI, Bd., 1. Abth. S. 72. (1880).

[6] Lundström, Pflanzenbiolog. Studien, II., S. 77 (1887).

[7] Vrgl. Kerner, Das Pflanzenleben, I., S. 223, 401 u. a. (1887).

[8] Huth, Myrmecophile u. myrmecophobe Pfl. l. c. VII. S. 16 u. 18. (1887).

[9] Morini in Mem. acad. Bologna, IV., 7., S. 325, ss. (1886).

[10] Bonnier, Les nectaires, études crit. in Ann. sc. nat. Sér. 6. tom. VIII. (1879).

[11] Rathay l. c.

Nectarien am seltensten an Pflanzen der gemässigten Klimate (vrgl. Schimper l. c. S. 87); besonders häufig bei einzelnen Familien (Amygdaleen, Mimosaceen), bei anderen oft sehr artenreichen dagegen äusserst selten (Compositen, Labiaten, Umbelliferen).

Delpino (l. c. I., S. 314) hebt schon hervor, dass speciell den Compositen ausgebildete extraflorale Nectarien fehlen, mit Ausnahme von *Centaurea montana* und *Helianthus tuberosus*, an denen er Zuckerausscheidung an den Anthodialschuppen beobachtete. Die erstere der beiden Pflanzen verdient schon deshalb Interesse, weil sie nach Delpino zu den wenigen myrmecophilen Pflanzen gehört, die gemässigte Klimate bewohnen. Delpino's Angabe über den Ameisenbesuch bei *Centaurea montana* und deren nächste Verwandte *C. axillaris* konnte ich, wenigstens an den von mir besuchten Orten, nicht ganz bestätigen, womit allerdings nicht gesagt sein soll, dass ein solcher Besuch unter anderen Verhältnissen nicht stattfinden kann.

Dagegen gelang es mir, extraflorale Nectarien an den Hüllschuppen von *Jurinea mollis* (L.), *Serratula tycopifolia* Vill und *centauroides* Host, ferner von *Centaurea alpina* L. zu finden. Beobachtungen und Versuche an den natürlichen Standorten der Pflanzen (*Jurinea mollis* nächst Budapest, *Serratula lycopifolia* bei Laxenburg in Niederösterreich, *Centaurea alpina* bei Sessana in Istrien) brachten mich zur Überzeugung, dass die genannten Pflanzen in die Reihe der Myrmecophilen zu zählen seien. Die Resultate meiner Untersuchungen sollen im Folgenden Platz finden.

Jurinea mollis (L.)

Betrachtet man junge Blütenköpfe von *Jurinea mollis*, so findet man dieselben stets von Ameisen besucht, die auf den Anthodialschuppen saugend sitzen, jedoch bei Annäherung des Beobachters sich häufig zu Boden fallen lassen. Die Ameisen werden durch Nectartropfen angelockt, welche in später zu besprechender Weise von den Anthodialschuppen ausgeschieden werden. Da diese Tröpfchen von den Ameisen begierig aufgesaugt werden, sind sie an Blütenköpfen, die von solchen besucht

werden, selten zu sehen. Dagegen treten sie deutlich an solchen Blütenköpfen auf, zu denen die Ameisen keinen Zugang finden und auf diesen bleiben nach Verdunstung des Wassers auch krümmliche Zuckermassen von oft ganz ansehnlicher Grösse zurück. Die Nectarabsonderung beginnt, sobald das Blütenköpfchen etwa ein Viertel seiner definitiven Grösse erreicht hat und geht insbesondere von jenen Anthodialschuppen aus, die aufrecht stehen und nicht wie die am Grunde der Hülle stehenden zurückgeschlagen sind. Sobald die erste Blüte sich entfaltet, hört die Nectarabsonderung und der Ameisenbesuch auf, nur selten findet man an blühenden Köpfchen einzelne Ameisen vergeblich nach Nectar suchen.

Im Laufe des Tages beginnt die Absonderung unmittelbar nach Sonnenaufgang, steigert sich hierauf bis circa 8 Uhr Morgens, um dann allmählig bis zum Abend abzunehmen. Bedeutender Feuchtigkeitsgehalt der Luft und hohe Temperaturen steigern die Menge der Absonderung. Schon vor Sonnenaufgang traf ich die Ameisen regungslos auf den Knospen sitzen; sobald die Nectarabsonderung beginnt, sieht man sie eifrigst auf den Hüllschuppen nach einer Austrittstelle des Nectars suchen und, sobald sie eine solche gefunden, den Nectar saugen. Man wird selten in die Lage kommen, nicht aufgeblühte Köpfchen ohne Ameisen zu sehen; ich fand unter 250 im bezeichneten Stadium stehenden Köpfchen nur zehn (d. i. 4%) ohne Ameisen, und von diesen wiesen zwei deutliche Spuren früheren Besuches auf. Die grösste von mir beobachtete Zahl von Ameisen auf einem Köpfchen betrug zwölf, die kleinste eins, im Durchschnitte (Mittel aus 160 Beobachtungen) finden sich drei bis vier. Ich hebe jedoch hervor, dass diese sowie alle späteren Angaben sich auf die bei günstiger Witterung herrschenden Verhältnisse beziehen, da bei Regen die Nectartropfen abgespült und die Ameisen vertrieben werden.

Die häufigste Ameisenart auf *Jurinea mollis* ist *Camponotus silvaticus* Oliv. var. *aethiops* Latz.; ich beobachtete sie in der Umgebung von Ofen und bei Wien. Vereinzelt fand sich neben dieser Art auf dem Blocksberge bei Ofen *Aphoenogaster structor* Latz.[1]

[1] Die Bestimmung der Ameisen-Arten nahm freundlichst Herr A. Handlirsch vor.

Von der Thatsache des regelmässigen Besuches der jungen Blütenköpfe von *Jurinea mollis* durch Ameisen ausgehend, habe ich mir die Frage gestellt, ob dieser der Zweck der Honigabsonderung selbst ist und welchen Vortheil die Pflanze daraus ziehen kann, oder ob der Ameisenbesuch nur als die zufällige Folge einer Einrichtung anzusehen ist, die einem ganz anderen Zwecke dient.

Der erste Theil dieser Frage kann durch eine Untersuchung der Nectarien, der zweite durch das Experiment gelöst werden. Dass die Nectarien an den Anthodialschuppen von *Jurinea* nur den Zweck der Ameisenanlockung besitzen, kann ich nicht behaupten, wenn ich auch keinen zweiten Zweck anzugeben im Stande bin. Doch möchte ich einen solchen nicht gerade ausschliessen, da wir ja so häufig im Pflanzenreiche mehrere Functionen eines Organes antreffen, ferner weil bei anderen Compositen, z. B. bei *Centaurea Balsamita* Lam, auf welche ich zum Schlusse noch zurückkomme, sich ähnliche Zuckerausscheidungen finden, die mit der Anlockung von Ameisen bestimmt nichts zu thun haben. Dass bei *Jurinea mollis* den Nectarien nicht die Aufgabe zukommt, Thiere, also hier Ameisen, von den Blüten selbst abzuhalten, halte ich für höchst wahrscheinlich, da ich nicht selten Ameisen über die Blüten hinwegkriechen sah. Eine bestimmtere Antwort liess das Experiment erwarten, insoferne durch dasselbe die Folge des Ausbleibens der Ameisen direct ersichtlich gemacht werden konnte.

Zum Zwecke des Versuches wählte ich an einem geschützten, in seiner ganzen Ausdehnung unter annähernd gleichen Bedingungen stehenden Orte 100, thunlichst im selben Entwicklungsstadium befindliche junge Blütenköpfe von *Jurinea mollis* aus. Fünfzig liess ich unverändert, von fünfzig entfernte ich die Ameisen und verhinderte ein späteres Aufkriechen dadurch, dass ich die Stengel mit Wolle, die in Campherlösung und Öl getränkt war, umgab.

Nach vier Tagen, an denen gleichmässig schöne Witterung geherrscht hatte, suchte ich die Pflanzen wieder auf und sah nun Folgendes: Von den fünfzig von Ameisen besuchten Blütenköpfen fand ich 47 wieder, 45 waren unversehrt und aufgeblüht, zwei waren von Thieren (wahrscheinlich Käfern) an

den Anthodialschuppen angefressen worden, einer war vom Winde geknickt, auf einem Kopfe fand sich ein *Lygaeus equestris* Lin., auf einem anderen ein *Odontotarsus grammicus* Lin.[1] Es hatten sich also 90 Percent der Blütenköpfe normal entwickelt, 2 Percent waren von Insecten verletzt worden.

Von jenen Blütenköpfen, die den Ameisen unzugänglich waren, wurden 46 wieder gefunden. Auf zwei davon waren auf einem Umwege Ameisen gekommen, dieselben mussten daher unberücksichtigt bleiben, 27 Blütenköpfe waren normal aufgeblüht und unversehrt, 17 waren mehr oder minder durch Thiere beschädigt worden. Dieselben, Coleopteren und Hemipteren, fanden sich auf 14 Köpfen. Ich beobachtete:

5 Blütenköpfe mit *Oxythyrea funesta* Poda, u. zw. je 2, 2, 1, 1, 1 Exempl.
1 Blütenkopf mit *Anobium paniceum* L.
1 „ „ *Podanta nigrita* Fab.
1 „ „ *Carpocaris nigricornis* Fabr. (2 Exempl.)
1 „ „ „ „ (1 Exempl.)
2 Blütenköpfe „ *Lygaeus equestris* L., u. zw. je 2 und 1 Exempl.
1 Blütenkopf „ *Odontotarsus grammicus* Lin.
1 „ „ *Lygaeus equestris* L. (1 Exempl.) und *Carpocaris baccarum* L. (2 Exempl.)
1 Blütenkopf mit *Odontotarsus grammicus* Lin. (2 Exempl.)

Es hatten sich mithin von den durch Ameisen nicht besuchten Köpfen 54% normal entwickelt, 34% waren von schädigenden Insecten verletzt worden.

Die Verletzung durch die angeführten Insecten geschah in sehr verschiedener Weise; die grösseren Käfer frassen die ganzen Köpfe im Knospenstadium seitlich an, wodurch eine Krümmung und Verkümmerung derselben bewirkt wurde. Kleine Käfer frassen an den Blüten selbst. Die Hemipteren fanden sich zumeist an den Anthodialschuppen saugend, sie dürften wahrscheinlich geringeren Schaden zufügen und zum Theile überhaupt blos Nectar suchen. Wahrscheinlich ist *Jurinea mollis*,

[1] Die Bestimmung der hier und im Folgenden angeführten Hemipteren verdanke ich Herrn P. Löw.

wie zahlreiche andere Compositen, auch den Stichen der Dipteren, insbesondere Trypeten ausgesetzt, von denen manche ihre Eier am Blütenboden ablegen.

Die angeführten Zahlen sprechen deutlich dafür, dass der Besuch der Ameisen für die *Jurinea mollis* dadurch von Vortheil ist, dass andere schädliche Insecten abgehalten werden. Diese Auffassung wird noch bestärkt durch den Umstand, dass ausser den Versuchspflanzen überhaupt nur solche Köpfe von Insecten angenagt getroffen werden konnten, denen die Ameisen aus irgend einem Grunde fehlten, dass ferner die Ameisen thatsächlich anfliegende Insecten abwehren, wovon ich mich dadurch überzeugte, dass ich an Fäden befestigte Käfer den Blütenköpfen näherte, was stets zur Folge hatte, dass die Ameisen sich kampfbereit aufrichteten und dem Gegner ihre Kiefer drohend entgegenstreckten.

Der Schutz durch Ameisen scheint nur für die Zeit vor dem Aufblühen bezweckt zu sein, sei es nun, dass später andere Schutzmittel denselben ersetzen, sei es, dass der Pflanze ein Schutz nur in der Zeit, in der eine Verletzung jedenfalls am verhängnissvollsten wird, nöthig ist. Der Erfolg des Ameisenbesuches geht direct aus den Ergebnissen der angeführten Versuche hervor. Derselbe erscheint noch grösser, wenn man in Erwägung zieht, dass der Ameisenschutz, seit längerer Zeit wirksam, die Lebensweise jener Insecten, welche eventuell die Blütenköpfe der *Jurinea* beschädigen könnten, insoferne beeinflusst haben muss, dass dieselben *Jurinea* überhaupt vermeiden. In Folge dessen werden einzelne Pflanzen, denen das Schutzmittel aus irgend einem Grunde fehlt, dennoch eine grössere Immunität zeigen.

In Kürze soll nun die Art der Nectarabsonderung geschildert werden, da, wie schon Eingangs erwähnt, extraflorale Nectarien bei Compositen noch nicht eingehender untersucht sind, dieselben anderseits einen an und für sich interessanten Bau aufweisen.

Die langzugespitzten Anthodialschuppen zeigen in ihrem ganzen Verlaufe einen einheitlichen anatomischen Bau. Die Innen-, beziehungsweise Oberseite besitzt eine aus zwei Zellreihen bestehende, spaltöffnungsfreie Epidermis, deren Aussen-

membranen mässig verdickt sind. Nur in dem oberen Theile der Schuppe, der später zurückgeschlagen ist, finden wir bedeutend stärker verdickte Membranen.

Auf die Epidermis der Innenseite folgt ein chlorophyllarmes Schwammparenchym mit grossen Intercellularräumen, das allmählig nach Aussen in ein aus wenig Zellreihen bestehendes dichtes, chlorophyllreiches Parenchym übergeht. In demselben liegen die (3) Gefässbündel, die nach Aussen durch einen mächtigen Mantel von Bastzellen geschützt sind. Dieser Mantel, aus drei bis sieben Zellreihen gebildet, zeigt im obersten Viertel der Schuppe eine schwächere, zwei bis fünf Zellschichten mächtige Stelle, es ist jener Theil, in dem später das Zurückkrümmen der Schuppe erfolgt. Die Epidermis der Aussenseite, aus langgestreckten verhältnissmässig dünnwandigen Elementen zusammengesetzt, trägt ziemlich zahlreiche, oft paarweise gestellte, kurze steife, nach abwärts gerichtete, einzellige Trichome, ferner an Zahl viel geringere, vielzellige, keulige Haare, die zumeist an den halbentwickelten Blütenköpfen schon eingeschrumpft erscheinen, jedoch bei Wasserzusatz turgescent werden, und schliesslich zahlreiche Spaltöffnungen.

Von den letzteren lassen sich zwei Arten unterscheiden: functionirende mit chlorophyllreichen Schliesszellen und beweglicher Spalte, ferner solche mit etwas grösseren bleichgrünen Schliesszellen, deren Spalten stets geöffnet bleiben. Die letzteren sind unregelmässig über den oberen Theil und den Rand der Anthodialschuppen zerstreut. Sie secerniren den Nectar, der durch die Spalte in Form kleiner Tröpfchen austritt.

Der anatomische Bau der Anthodialschuppen von *Jurinea mollis* erinnert lebhaft an jenen anderer Compositen[1]. Die extrafloralen Nectarien gleichen den „Saftventilen“ von *Cyathea*, *Hemitelia* und *Capparis*[2], ferner den floralen Nectarien zahlreicher Pflanzen (z. B. *Acer*, *Symphytum*, *Parnassia*, *Epilobium*,

[1] Vrgl. Rathay, E. Die Austrocknungs- und Imbibitionserscheinung. d. Cynareen-Involucren in Sitzber. Wiener Akad. LXXXIII. Band, I. Heft, S. 522 (1881).

[2] Poulsen in Naturh. Vidensk. Meddels. 1879.

Umbelliferen etc.[1]). Sie repräsentiren die einfachste Form von Nectarien überhaupt, indem ohne besondere Anpassung grösserer Gewebemassen die Abscheidung des Nectars direct durch die Wege der Wasserabgabe erfolgt.

Obwohl ich nicht Gelegenheit hatte, noch weitere Arten der Gattung *Jurinea* im lebenden Zustande zu untersuchen, so möchte ich doch vermuthen, dass sich an mehreren derselben ähnliche Schutz- und Anlockungsmittel finden, wie bei *Jurinea mollis*; insbesondere gilt dies von *Jurinea moschata* Guss., von der ich ein trockenes Exemplar im Herbare der Wiener k. k. zool. botanischen Gesellschaft sah, an dessen Blütenhülle eine Ameise haftete; ebenso möchte ich die gleiche Einrichtung bei *Jurinea Transsilvanica* Spreng. vermuthen, bei der ich an getrockneten Exemplaren im Herbare A. Kerner's zahlreiche Staubpartikelchen mit der Aussenseite der Anthodialschuppen verklebt sah.

An *Jurinea Pollichii* scheint keine Zuckerabscheidung stattzufinden, wenigstens konnte ich eine solche an zahlreichen Blütenköpfen, die ich aus der Umgebung von Frankfurt a. M. erhielt, nicht beobachten; auch Ameisenbesuch scheint in Folge dessen dieser Art zu fehlen.

Besonders auffallend ist die Thatsache, dass *Jurinea mollis* und die anderen genannten Arten zu den, verhältnissmässig wenigen Compositen gehören, deren Anthodialschuppen weder stachelige oder trockenhäutige Anhängsel aufweisen, noch klebrige Substanzen abscheiden (wie *Cirsium Erisithales*, *Grindelia* etc.). Dasselbe gilt von der sogleich zu besprechenden *Centaurea alpina* und *Serratula lycopifolia*. Wie Kerner[2] gezeigt hat, ist der Zweck der Anhängsel, Dornen und Absonderungen an den Anthodialschuppen vieler Compositen die Abhaltung aufkriechender und anfliegender schädlicher Insecten. Denselben Zweck hat mittelbar die Anwesenheit von extrafloralen Nectarien, die daher die Ausbildung complicirter Organe überflüssig machte.

---

[1] Vrgl. Behrens, Die Nectarien d. Blüten in Flora 1870, S. 2 ss. — (Bonnier, Les Nectaires in Ann. sc. nat. Sér. 6, tom. VIII, p. 5, Tab. 1—8 (1879).

[2] A. Kerner, Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste, S. 52 (1876).

In der Möglichkeit, denselben Zweck auf verschiedene Weise zu erreichen, sehen wir hier eine der Ursachen der Ausbildung der sogenannten vicarirenden Arten. Je nach äusseren Verhältnissen, nämlich nach klimatischen Verhältnissen, die die Nectarabsonderung hemmen oder fördern und nach dem Fehlen oder Vorhandensein von Ameisen haben sich in dem einen Gebiete Arten mit extrafloralen Nectarien, in dem anderen nahe verwandte Arten mit trockenhäutigen, borstigen oder dornigen Anthodial-Anhängseln entwickelt.

Serratula lycopifolia (Vill.)[1]

In gleicher Weise wie bei *Jurinea mollis* findet bei *Serratula lycopifolia* ein regelmässiger Besuch der Blütenköpfe durch Ameisen statt. Ich beobachtete die Pflanze auf den Sumpfwiesen bei Laxenburg in Nieder-Österreich. Die Anlockung der Ameisen erfolgt auch hier durch Nectartröpfchen, die an der Aussenseite der Anthodialschuppen, besonders am Rande und an einer unterhalb der Spitze gelegenen, durch schwärzliche Färbung gekennzeichnete Stelle ausgeschieden werden. Die Secretion geschieht in ziemlich bedeutender Menge und beginnt zu einer Zeit, in welcher die Blütenköpfchen etwa ein Viertel ihrer definitiven Grösse erreicht haben, dauert aber länger an als bei *Jurinea mollis*, so dass auch an den aufgeblühten Köpfchen noch ein Ameisenbesuch stattfindet, wenn auch die Anzahl der Thiere dann eine geringere ist. Die nachstehende Tabelle gibt eine Übersicht der von mir beobachteten und verzeichneten Fälle:

| | Zahl der Ameisen auf einem Köpfchen | | |

Ich fand *Serratula lycopifolia* von vier Ameisenarten besucht: *Formica exsecta* Nyl., *F. rufilabris* Fabr., *Lasius niger* L. und *Myrmica lobicornis* Nyl. Gewöhnlich waren die Köpfchen blos von einer Art besetzt, nur in wenigen Fällen sah ich eine einzelne *Formica rufilabris* unter zahlreichen *F. exsecta*.

Um eine Einsicht in die Wirksamkeit des Ameisenschutzes zu erlangen, wiederholte ich die bei Besprechung der *Jurinea mollis* ausführlich beschriebenen Versuche. Eine Beobachtung der Blütenköpfe zwei Tage nach Beginn der Versuche ergab folgendes Resultat:

Von den 50 Köpfen, zu welchen der Zutritt der Ameisen nicht verwehrt wurde, waren 42, mithin 84% (sieben konnten nicht wieder gefunden werden) vollkommen unversehrt geblieben und zum Theile aufgeblüht, nur auf einem einzigen Köpfchen, auf dem ich blos eine Ameise sah, fanden sich zwei Exemplare von *Carpocaris baccarum* L., Nectar saugend. Ein Blütenkopf war aus mir unbekannten Ursachen abgestorben.

Von den 50 Köpfen, von denen ich durch Baumwollringe an den Stengeln die Ameisen abgehalten hatte, fand ich drei trotzdem von Ameisen besetzt, daher nicht weiter beachtenswerth, sechs Köpfe waren in geringerem oder höherem Grade angefressen und verletzt, acht Köpfe waren von Thieren besucht, von deren Schädlichkeit ich nicht überzeugt bin. Die übrigen Köpfe (vier, die ich nicht wieder finden konnte, abgerechnet) waren normal. Es waren mithin 58% intact geblieben.

Unter den beschädigten Blütenköpfen waren vier von *Oxythyrea funesta* Poda., dem allen Compositen schädlichsten Käfer angefressen worden, an einem traf ich eine *Limax* nagend, während in dem sechsten Köpfchen eine kleine Käferart (*Anobium paniceum* L.) in sieben Exemplaren am Blütenboden zu treffen war. Die Thiere, von welchen ich oben sagte, dass ich ihre Schädlichkeit für nicht sicher halte, waren besonders Hemipteren (*Carpocoris nigricornis* Fabr., *Carpocoris baccarum* L. u. a.).

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, dass der Ameisenbesuch die Blütenköpfe der *Serratula* vor dem Angriffe, oder zum Mindesten vor dem Besuche anderer, eventuell schädigender Insecten schützt und

dass daher auch für diese Pflanze die Erklärung, welche Delpino für den Zweck der extrafloralen Nectarien gibt, vollkommen zutreffend erscheint. Mit diesem Schutze mag es zusammenhängen, dass *Serratula lycopifolia* ebenso wie *Jurinea mollis* im hohen Grade fruchtbar ist, so dass es schwer fällt, ein vor der Fruchtreife zu Grunde gegangenes Blütenköpfchen zu finden.

Wie ich oben erwähnte, dauert der Ameisenbesuch bei *Serratula* länger als bei *Jurinea*, so dass auch an bereits in voller Blüte befindlichen Blütenköpfen Ameisen zu finden sind. Dadurch werden die Blüten der *Serratula* auch in diesem Stadium vor aufkriechenden Thieren geschützt. Bei *Jurinea* dürfte dies in Folge des Umstandes nicht nöthig sein, als sich die Anthodialschuppen während der Anthese zurückkrümmen und durch ihre trockenen, spitzen Enden ein Annäherungshinderniss bilden, während bei *Serratula* die Anthodialschuppen flach anliegend bleiben.

Die Abscheidung des Nectars findet bei *Serratula* in ähnlicher Weise wie bei *Jurinea* statt, nur ist hier die Tendenz einer Localisirung der Secretionsthätigkeit auf bestimmte Theile der Oberfläche zu bemerken. Der anatomische Bau der Hüllschuppen ist jenem von *Jurinea* ähnlich. Die Epidermis der Oberseite (Innenseite) besteht aus kleinen Zellen mit stark verdickten Membranen und weist hie und da nicht fungirende Spaltöffnungen auf mit kleinen stark verdickten Schliesszellen und bedeutend verengter Spalte. Das darunter folgende Schwammparenchym ist mächtig entwickelt, ebenso das weiter nach Aussen liegende chlorophyllreiche, dichte Parenchym, in dem die Gefässbündel, drei bis fünf an der Zahl, liegen. An die Gefässbündel sind nach Aussen relativ weite intercellulare Gänge angelagert, die mit der Zuckerabscheidung in Zusammenhang zu stehen scheinen. An der Aussenseite sind die Anthodialschuppen durch eine mächtige (7—14fache) Schichte sklerenchymatischer Zellen verstärkt, an die sich die äussere, zweischichtige Epidermis mit excentrisch verdickten Membranen und zahlreichen Spaltöffnungen anschliesst. Sowie bei *Jurinea* finden wir die Transpiration vermittelnde und nectarabscheidende Spaltöffnungen, letztere ziemlich unregelmässig über die Oberfläche zerstreut, in grösserer

Anhäufung aber in der Nähe der Spitze der Schuppe an der schon erwähnten, durch ihre schwärzliche Färbung auffallenden Stelle, an der insbesondere die Nectarabsonderung erfolgt. Doch scheint diese Stelle auch andere Functionen zu haben, da ich nicht selten an anderen Stellen Honigtropfen austreten sah, während jene ganz trocken blieb.

Im ganzen Verlaufe der Anthodialschuppe bleibt der anatomische Bau der gleiche, gerade an dieser Stelle ist eine auffallende Veränderung zu erkennen. Der Mantel aus mechanischen Elementen an der Aussenseite setzt aus, um erst jenseits des dunklen Fleckes sich als einziges Gewebe in die Spitze fortzusetzen, dagegen wird der Platz dieses Gewebes eingenommen von einem lockeren überaus stärkereichen Schwammparenchym, in dem die Endigungen des oben erwähnten intercellularen Ganges und der Gefässbündel verlaufen. Dagegen tritt auf der Innenseite an Stelle des dort sonst vorkommenden lockeren Parenchyms eine grosse Insel mechanischer Zellen auf.

Ich habe nur *Serratula lycopifolia* im Freien beobachten können, dennoch vermuthe ich, dass sich auch an anderen Arten dieser Gattung ähnliche Einrichtungen zur Anlockung von Ameisen finden, so an *S. centauroides* Host, die im botanischen Garten der Wiener Universität cultivirt wird, deren Köpfchen vor dem Aufblühen zahlreiche Nectartröpfchen ausscheiden und von zahlreichen Exemplaren des *Lasius alienus* Först. besucht werden. Ich möchte auch hier wieder hervorheben, dass sowohl *S. lycopifolia* als *S. centauroides* Hüllschuppen ohne trockenhäutigen Rand oder zurückgeschlagene Spitzen besitzen, dass dagegen bei *Serratula*-Arten mit abstehenden Dornen, trockenhäutigen Anthodialschuppen u. s. w. kein Ameisenbesuch sich zeigt, so z. B. bei *S. tinctoria* L., *nudicaulis* D C. u. a.

Centaurea alpina (L.)

Delpino[1] berichtet, dass an den Anthodialschuppen von *Centaurea montana* Honigabscheidung stattfindet und dass diese Honigabscheidung als Anlockungsmittel für Ameisen diene.

[1] Delpino in Mem. acad. Bologna IV., 7, p. 314. (1886).

Wie schon Eingangs erwähnt, habe ich Gelegenheit genommen *C. montana* L. und die ihr nahestehende *C. axillaris* Willd. und *C. Carniolica* Host in dieser Hinsicht zu untersuchen, und kann daher behaupten, dass in unseren Gebieten diese Pflanzen nicht zu den myrmecophilen Pflanzen zu zählen sind, womit nicht geleugnet werden soll, dass dieselben in anderen Florengebieten und unter diesen entsprechenden anderen Verhältnissen dazu gehören.[1] Ein einziges Mal sah ich auf dem Sonnwendstein in Nieder-Österreich an einem Exemplare von *Centaurea axillaris* mehrere Individuen von *Formica rufilabris* Fab. und *Myrmica lobicornis* Nyl. an den Anthodialschuppen sitzend. Dagegen habe ich bei einer anderen Art dieser Gattung ausgesprochene Einrichtungen zur Anlockung von Ameisen gefunden, nämlich bei *Centaurea alpina* L., die mir schon im Wiener botanischen Universitätsgarten durch ihre Honigabscheidung auffiel und die ich dann bei Sessana in Istrien, einem der wenigen Standorte dieser seltenen Art, zu beobachten Gelegenheit fand. In ähnlicher Weise wie bei *Jurinea* und *Serratula* scheiden die glatten kahlen, enge anliegenden Hüllschuppen an verschiedenen, nicht bestimmten Stellen eine süssschmeckende Flüssigkeit von syrupartiger Consistenz aus, u. zw. sind es im Gegensatze zu den früher besprochenen Pflanzen die untersten Hüllschuppen jedes Köpfchens, die am kräftigsten secerniren, so dass manchmal das im Knospenstadium befindliche Köpfchen ganz trocken ist, während an dessen Basis ein grosser Nectartropfen hängt. Auch bei *Centaurea alpina* beginnt die Nectarausscheidung schon lange vor Entfaltung der Blüten, während sie zur Zeit der Blüte bedeutend nachlässt. Dementsprechend ist auch der Ameisenbesuch ein verschieden starker. An jungen kräftig secernirenden Köpfchen fand ich je drei bis neun Ameisen, an vollkommen entwickelten Knospen drei bis fünf, an blühenden Köpfen ein

[1] Wie verschieden das Verhalten ein- und derselben Pflanze unter verschiedenen Verhältnissen ist, geht u. a. aus Folgendem hervor: Herr Prof. Dr. A. v. Kerner theilte mir mit, dass er an den Blattzähnen von *Viburnum Tinus* vor mehreren Jahren in Innsbruck kräftige Zuckerabscheidung beobachtete, während weder er selbst noch ich in jüngster Zeit eine solche Abscheidung bei *Viburnum Tinus* wahrnehmen konnten.

bis drei. Die besuchenden Ameisen waren *Camponotus silvaticus* Oliv. var. *aethiops*.

Im hohen Grade ist der Besuch der Köpfchen vom Wetter abhängig, da bei Regenwetter der Nectar abgespült wird und die Ameisen ausbleiben.

In Folge eines nur kurzen Aufenthaltes in Istrien war es mir nicht möglich Versuche, die den bei *Jurinea* und *Serratula* angestellten analog gewesen wären, auszuführen.

Abgesehen von der vollkommenen Übereinstimmung der Nectarabsonderung von *Centaurea alpina* mit jener der früher genannten Pflanzen, spricht aber schon der Umstand für einen wirksamen Schutz durch die Ameisen, dass ich an keinem der vielen Blütenköpfe, die von Ameisen besucht waren, irgend ein schädigendes anderes Insect bemerken konnte.

Die Secretion des Nectars erfolgt auch bei *Centaurea alpina* durch Spaltöffnungen an der Aussenseite der Anthodialschuppen. Der anatomische Bau derselben weicht in einigen nicht unwesentlichen Punkten von dem der früher besprochenen Arten ab. Die Epidermis der Oberseite besteht aus nahezu isodiametralen, kleinen Zellen mit nach allen Seiten gleichmässig und bedeutend verdickten Membranen. Von der Oberhaut gehen zahlreiche grosse vielzellige, abgeplattet kantige Trichome aus, die der Epidermis anliegen und aus mehreren Reihen zartwandiger plattenförmiger Zellen bestehen.

Unter der Epidermis findet sich eine zweite Lage den Epidermiszellen gleichförmiger Zellen, an welche sich ein chlorophyllarmes Schwammparenchym anschliesst, das allmälig in ein dichtes chlorophyllreiches Parenchym übergeht. Letzteres enthält die Gefässe, deren sich eine grössere Zahl (7—9) findet. Nach Aussen folgt ein Sklerenchymmantel, der mehrfach, insbesondere ober den Gefässbündeln, unterbrochen ist.

Die Epidermis der Aussen- und Unterseite ist zweischichtig, die äussere Schichte besteht aus grossen Zellen mit mächtig verdickten Aussenwänden, die durch eingelagerte stärker lichtbrechende Partien von, mir sonst unbekannter, Beschaffenheit ein sehr charakteristisches Aussehen erlangen. Die Spaltöffnungen weisen kleine Athemhöhlen und tiefliegende Schliesszellen auf. Die als Zuckerventile fungirenden haben grössere Schliess-

zellen und die an dieselben anstossenden Parenchymzellen enthalten etwas grösseren Stärkegehalt.

Ohne mich hier auf den Gegenstand weiter einzulassen, möchte ich doch anführen, dass im anatomischen Baue die Anthodialschuppen von *Centaurea alpina* wesentlich von denen anderer *Centaurea*-Arten abweichen, dagegen eine auffallende Ähnlichkeit mit jenen von *Amphoricarpus Neumayeri* Vis. zeigen. Überhaupt würde sich bei Beachtung dieser Verhältnisse eine von der bisher üblichen wesentlich verschiedene Umgrenzung der Gattungen *Jurinea, Serratula, Centaurea* u. s. f. ergeben, die meiner Ansicht nach mehr Anspruch auf Natürlichkeit machen könnte.

Abgesehen von *Centaurea alpina* konnte ich an keiner anderen europäischen *Centaurea*-Art Honigabsonderung an den Anthodialschuppen und Ameisenbesuch direct beobachten, ich halte aber diesen aus mehreren Gründen für einige Arten, z. B. für die in Siebenbürgen und Galizien vorkommende *Centaurea Ruthenica* Lam., sowie die auf Malta beschränkte *C. crassifolia* Bert. für sehr wahrscheinlich und hoffe wenigstens für die erstgenannte noch Gelegenheit zu einer diesbezüglichen Untersuchung zu finden.

Im botanischen Garten der Wiener Universität beobachtete ich Honigabsonderung an den Hüllschuppen an der im südwestlichen Theile von Asien einheimischen *Centaurea Balsamita* Lam. Da jedoch ein Besuch der Nectarien durch Ameisen nicht stattfindet, ferner auch keine Beschädigung der sonst durch nichts geschützten Blütenköpfe beobachtet werden konnte, muss ich die Bedeutung der extrafloralen Nectarien bei dieser Pflanze als eine mir unbekannte, dahingestellt lassen. Eine Beantwortung der Frage nach dieser Bedeutung könnte auch nur in der Heimat der Pflanze erfolgen.

Von hohem biologischen Interesse ist die Thatsache, dass auch bei *Centaurea* gerade die Arten, welche Ameisenschutz geniessen, anderer Schutzmittel gegen aufkriechende und anfliegende Thiere an den Anthodialschuppen entbehren, während solche bei anderen Centaureen in Gestalt mannigfacher trockenhäutiger, gezähnter, zerschlitzter Anhängsel oder abstehender Dornen sehr häufig sind. Gerade an

demselben Standorte, wo ich *Centaurea alpina* beobachtete, fand sich *Centaurea rupestris* L. mit starrenden Dornen, *C. Scabiosa* L. mit trockenhäutigen harten und borstigen Anhängseln u. a. m.

Mit Rücksicht auf den schon Eingangs erwähnten Umstand, dass der Ameisenschutz sich insbesondere an Pflanzen der Tropen und der diesen zunächst gelegenen Florengebiete findet, ist es von Interesse, die Verbreitung der in den vorstehenden Zeilen besprochenen Pflanzen etwas näher ins Auge zu fassen. Es zeigt sich hiebei, dass es durchwegs solche Arten sind, die dem pontischen und mediterranen Florengebiete angehören und an den von mir beobachteten Orten in der Nähe ihrer nördlichen oder westlichen Verbreitungsgrenzen sich befinden. *Jurinea mollis* ist im pontischen und mediterranen Florengebiete verbreitet, *Serratula lycopifolia* und *centauroides*, *Jurinea Transsilvanica* und *Centaurea Ruthenica* sind Pflanzen der pontischen Flora, *Centaurea alpina* bewohnt einen schmalen Landstreifen, in dem die beiden genannten Florengebiete sich berühren, während *Centaurea crassifolia* und *Jurinea moschata* mediterrane Pflanzen sind. Dieses Resultat steht mit den bisherigen Erfahrungen über die Verbreitung des Ameisenschutzes ganz in Einklang; es stellt sich dieser als ein Schutzmittel heraus, das sich insbesondere an Pflanzen wärmerer Klimate, die zugleich die eigentliche Heimath der Ameisen sind, entwickelt hat. In Gebieten mit gemässigten klimatischen Verhältnissen haben sich an Stelle dieses Schutzmittels bei den Arten, die jene vertreten, wesentlich andere, schon oben aufgezählte Einrichtungen ausgebildet.

In folgenden Sätzen sollen die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Abhandlung zusammengefasst werden:

I. Während bei Compositen extraflorale Nectarien überhaupt selten sind und nur von *Centaurea montana* und *Helianthus tuberosus* bekannt waren, beobachtete ich solche an den Anthodialschuppen von *Jurinea mollis*, *Serratula lycopifolia*, *S. centauroides*, *Centaurea alpina* u. e. a.

II. Die extrafloralen Nectarien der genannten Pflanzen zeigen einen sehr einfachen Bau. Bei allen findet die Ausscheidung

der zuckerhältigen Flüssigkeit durch Spaltöffnungen statt. Meistens sind dieselben über die Aussenseite der Anthodialschuppen unregelmässig vertheilt, nur bei *Serratula lycopifolia* finden sie sich vorzugsweise an einem dunkel gefärbten, unter der Spitze gelegenen Punkte, zu dem auch Gefässzuleitungen bestehen.

III. Durch die zuckerhältigen Absonderungen werden Ameisen verschiedener Art angelockt, welche den Nectar saugen und dabei sich dauernd auf den Anthodialschuppen aufhalten.

IV. Versuche haben gezeigt, dass durch die Ameisen andere, schädigende Insecten von den Blüten abgehalten werden. Die Deutung, die Delpino den extrafloralen Nectarien gegeben hat, trifft daher auf die der genannten Compositen vollkommen zu.

V. Die genannten Compositen sind die einzigen in Mitteleuropa einheimischen Pflanzen, für welche Wechselbeziehungen mit Ameisen zum Schutze der ersteren nachgewiesen wurden. Dieselben sind durchwegs Pflanzen der pontischen und mediterranen Flora, die hier in der Nähe ihrer westlichen und nördlichen Verbreitungsgrenzen sind.